Iranian Journal of Field Crops Research
Homepage: https://jcesc.um.ac.ir

Research Article
Vol. 21, No. 3, Fall 2023, p. 303-318

Evaluation of Waterlogging Tolerance in Twenty-One Cultivars and Genotypes of Bread Wheat (*Triticum Aestivum* L.) and its Effect on some Physiological Characteristics of Shoot and Root System at the Three-Leaf Stage

S. B. Fazeli[1*], M. Meskarbashee[2], A. Rahnama Ghahfarokhi[3]

Received: 13 December 2022
Revised: 11 February 2023
Accepted: 26 February 2023

How to cite this article:
Fazeli, S. B., Meskarbashee, M., & Rahnama Ghahfarokhi, A. (2023). Evaluation of Waterlogging Tolerance in Twenty-One Cultivars and Genotypes of Bread Wheat (*Triticum Aestivum* L.) and its Effect on some Physiological Characteristics of Shoot and Root System at the Three-Leaf Stage. *Iranian Journal of Field Crops Research, 21*(3), 303-318. (in Persian with English abstract). https://doi.org/10.22067/jcesc.2023.80038.1209

Introduction

Covering a staggering 215 million hectares, wheat stands as the world's most extensively cultivated crop plant. Just like its botanical counterparts, wheat operates as an obligate aerobic organism, implying its reliance on absorbing oxygen from the surrounding environment to facilitate growth, proliferation, and the successful completion of its life cycle. Annual instances of waterlogging stress inflict harm upon wheat crops, attributed to inadequate irrigation practices, subpar drainage systems, uneven field leveling, elevated groundwater levels, the presence of unyielding impermeable layers, and bouts of intense, abrupt rainfall. This adverse impact is progressively escalating, potentially influenced by the ongoing shifts in climate patterns. Consequently, the adoption of resilient cultivars and the genetic enhancement of bread wheat assume critical importance. These strategies are aimed at augmenting the wheat's capacity to effectively cope with waterlogging stress, aligning it with the mounting demands of a burgeoning global population.

To achieve these goals, it is necessary to understand the factors causing waterlogging stress damage in wheat and to know the mechanisms of tolerance in this plant. The survival of root terminal meristem cells under waterlogging stress conditions is very limited, and their ability to grow again after removing the stress is also restricted. Waterlogging stress leads to the death of primary roots and reduced growth of lateral roots in wheat. However, there is variation among wheat cultivars concerning these traits. Reduced access to oxygen hampers root growth and nutrient absorption, including nitrogen. Consequently, photosynthesis and carbohydrate availability decrease, further restricting root growth.

Materials and Methods

An outdoor pot experiment was conducted to investigate the effect of waterlogging stress on shoot and root dry matter, as well as some physiological characteristics. The experiment followed a split-plot design based on randomized complete blocks with three replications. The stress was applied at the three-leaf stage, and three control levels were used: no waterlogging stress, mild stress (48 hours of waterlogging stress), and severe stress (120 hours of waterlogging stress) as the main factors. Cultivars and genotypes were also included as secondary factors.

1- Ph.D Student, Department of Plant Production and Genetics, College of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran
2- Professor, Department of Plant Production and Genetics, College of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran
3- Department of Plant Production and Genetics, College of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran
(*- Corresponding Author Email: sb-fazeli@stu.scu.ac.ir)
https://doi.org/10.22067/jcesc.2023.80038.1209

During the stress period, the water level was maintained at approximately 5 cm above the soil level. The cultivation took place outdoors in plastic pots. Data analysis was performed using SAS software, and graphs were generated using Excel software. Comparisons between treatments were based on the standard error. After testing different models, the linear regression model was ultimately employed.

Results and Discussion

Mild and severe waterlogging stress resulted in a significant decrease in shoot dry matter of 14.06% and 38.37%, respectively, across all cultivars and genotypes. Different cultivars and genotypes exhibited varying responses to waterlogging stress. To further understand the reasons for these differences, among the 21 cultivars and genotypes, Mehrgan and Sarang cultivars, as well as ms 93-16 and ms 93-6 genotypes, were selected due to their contrasting tolerance levels and yield potential. These selected cultivars and genotypes were studied to analyze specific root traits.

Amidst severe waterlogging stress, a significant 38% reduction in root dry matter and a corresponding 29% decrease in root volume were recorded when compared to stress-free conditions. This closely mirrored the decline evident in shoot dry matter. Evaluation of the susceptibility index during the three-leaf stage unveiled that sole resilience was exhibited by the Aflak cultivar. In contrast, the remaining cultivars and genotypes were stratified into semi-tolerant and semi-susceptible categories.

Notably, regression analysis underscored that even brief periods of waterlogging stress ushered in a reduction in dry matter. Furthermore, the elongation of the waterlogging duration magnified this decrease in dry matter, thereby mitigating the disparities across various cultivars and genotypes.

Conclusion

In general, cultivars that were able to sustain higher levels of photosynthetic activity during waterlogging stress demonstrated a lower percentage decrease in dry matter. Although the Mehrgan cultivar experienced a significant reduction in dry matter yield and fell into the semi-sensitive group, it consistently exhibited significantly higher dry matter yield compared to other cultivars and genotypes across all treatments.

Acknowledgment

The authors express their gratitude to the Agriculture Research Center of Khuzestan for providing the seeds, the Research Vice-Chancellor of the Shahid Chamran University of Ahvaz for covering the costs, and all the employees of the Department of Plant Production and Genetics.

Keywords: Photosynthesis rate, Root volume, Stomatal conductance, Susceptibility index

نشریه پژوهشهای زراعی ایران
Homepage: https://jcesc.um.ac.ir

مقاله پژوهشی
جلد ۲۱، شماره ۳، پاییز ۱٤۰۲، ص ۳۱۸-۳۰۳

ارزیابی تحمل تنش غرقابی و اثر آن بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک اندام هوایی و ریشه ۲۱ رقم و ژنوتیپ گندم نان (*Triticum aestivum* L.) در مرحله سه برگی

سید بشیر فاضلی[۱*]، موسی مسکرباشی[۲]، افراسیاب راهنما قهفرخی[۳]

تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۹/۲۲
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۱۲/۰۷

چکیده

جهت بررسی اثر تنش غرقابی بر عملکرد ماده خشک اندام هوایی و ریشه و برخی صفات فیزیولوژیک ۲۱ رقم و ژنوتیپ گندم نان آزمایشی گلدانی و در فضای باز به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار، در اهواز و در سال زراعی ۱۴۰۰-۱۳۹۹ اجرا شد. اعمال تنش در مرحله سه‌برگی و در سه سطح شاهد، تنش ملایم (۴۸ ساعت) و تنش شدید (۱۲۰ ساعت) به‌عنوان عامل اصلی و ارقام و ژنوتیپ‌ها نیز به‌عنوان عامل فرعی لحاظ شدند. تنش ملایم و شدید غرقابی به‌ترتیب منجر به کاهش ۱۴/۰۶ و ۳۸/۳۷ درصدی ماده خشک اندام هوایی شد، که برای همه ارقام و ژنوتیپ‌ها معنی‌دار بود. از بین ۲۱ رقم و ژنوتیپ، ارقام مهرگان و سارنگ و ژنوتیپ‌های ms 93-16 و ms 93-6 به دلیل تفاوت در میزان تحمل و پتانسیل عملکرد، برای مطالعه ریشه انتخاب شدند. ارقامی که در مواجه با تنش غرقابی، توانستند فعالیت‌های فتوسنتزی را در سطح بالاتری حفظ کنند، درصد کاهش کمتری در ماده خشک را از خود نشان دادند. تنش شدید غرقابی منجر به کاهش ۳۸ درصدی ماده خشک و ۲۹ درصدی حجم ریشه نسبت به شرایط بدون تنش غرقابی شد که تا حدود زیادی با میزان کاهش ماده خشک اندام هوایی منطبق بود. رقم مهرگان با وجود کاهش شدید عملکرد ماده خشک اندام هوایی در مواجه با تنش غرقابی و قرارگرفتن در گروه‌های نیمه‌متحمل و نیمه‌حساس، در هر سه سطح تنش به‌طور معنی‌داری دارای بیشترین عملکرد ماده خشک نسبت به سایر ارقام و ژنوتیپ‌ها بود.

واژه‌های کلیدی: حجم ریشه، سرعت فتوسنتز، شاخص حساسیت، هدایت روزنه‌ای

مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) بـا ۲۱۵ میلیـون هکتـار دارای بیشترین سطح زیر کشت گیاهان زراعی در جهان می‌باشـد و هماننـد سایر گیاهان در دسته موجودات هوازی اجباری قرار دارد، بدین معنـی که جهت رشد، تکثیر و تکمیل چرخه زندگی نیاز به جذب اکسیـژن از محـیط دارد (Pierdomenico, William, Laurentius, & Voesenek, 2011). پیش‌بینی می‌شود که در اثر پیامدهای تغییـرات اقلیمی علاوه بر خشکسالی، شدت و تعداد سیلاب‌ها نیز افزایش یابند و افزایش بارندگی در برخی مناطق تأثیر منفی بر تولیـد گنـدم داشـته باشد، بنابراین ضرورت اصلاح ژنتیکی گندم نان برای سازگاری بهتر با عوامل تنش‌زا مانند خشکی یا غرقابی برای پاسخ به نیازهای در حـال افزایش جمعیت انسان مورد نیاز است (Trnka *et al.*, 2014). جهـت نیل به این اهداف درک عوامل ایجاد خسارت تنش غرقابی در گندم و شناخت سازوکارهای تحمل در این گیاه ضروری است.

در کشت‌های پاییزه تنش غرقابی عمدتاً در مراحل ابتدایی رشد و در هنگام استقرار (گیاهچه) و پنجه‌زنی به گندم خسارت وارد می‌سازد، (Musgrave, 1994). تفاوت‌های ژنوتیپی در تحمل تنش غرقـابی در گنـدم گـزارش شـده اسـت (Herzog, Striker, Colmer, & Pedersen, 2016)، انجـام پـژوهش‌هـایی جهـت تعیـین ارقـام و ژنوتیپ‌های متحمل و درک سازوکار این تفاوت‌ها الزامی است.

۱- دانشجوی دکتری زراعت گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران
۲- استاد گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران
۳- دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران
(*- نویسنده مسئول: Email: sb-fazeli@stu.scu.ac.ir)
https://doi.org/10.22067/jcesc.2023.80038.1209

مالک و همکاران (Malik, Colmer, Lambers, Setter, & Schortemeyer, 2002) گیاهچه‌های سه هفته‌ای گندم را بین سه تا ۲۸ روز تحت تنش غرقابی قرار دادند و مشاهده کردند که حتی دوره کوتاه سه روزه تنش غرقابی آسیب‌های ماندگاری را در این گیاه بر جای می‌گذارد، آن‌ها همچنین گزارش کردند تنش غرقابی رشد ریشه‌ها را کاهش می‌دهد و از رشد ریشه‌های اولیه جلوگیری کرده ولی رشد ریشه‌های جانبی و سطحی ادامه می‌یابد.

بقای سلول‌های مریستم انتهایی ریشه در شرایط تنش غرقابی و توانایی رشد مجدد آن‌ها پس از رفع تنش بسیار محدود است، تنش غرقابی منجر به مرگ ریشه‌های اولیه و کاهش رشد ریشه‌های جانبی در گندم می‌شود. با این حال در بین ارقام گندم برای این صفات تنوع وجود دارد. با کاهش دسترسی به اکسیژن رشد ریشه و جذب مواد غذایی از جمله نیتروژن کاهش می‌یابد و به دنبال آن فتوسنتز و فراهمی کربوهیدرات کاهش می‌یابد که خود منجر به محدودیت بیشتر رشد ریشه می‌شود (Shabala, 2011). بنابراین به نظر می‌رسد، بررسی اثر تنش غرقابی بر ریشه گندم و تفاوت ارقام و ژنوتیپ‌های در این مورد می‌تواند به درک بهتر در شناخت عوامل تحمل این تنش منجر شود.

پارامترهای تبادل گازی برگ برای مطالعه ظرفیت فتوسنتزی گیاهان تحت تنش غرقابی مورد استفاده قرار می‌گیرند. به‌جز گیاهان متحمل که دارای سازوکارهای سازگاری هستند و ظرفیت فتوسنتزی خود را بهتر حفظ می‌کنند، شرایط غرقابی باعث کاهش معنی‌دار ظرفیت تبادل گازی برگ در گیاهان غیرمتحمل نظیر گندم، گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.)، نخود (*Cicer arietinum* L.) و ماش ([*Vigna radiata* (L.) Wilczek]) می‌شود (Sena Gomes & Kozlowski, 1980; Fazeli, Rahnama, & Hassibi, 2022)، به همین دلایل در این پژوهش به مطالعه این صفات پرداخته شد.

مواد و روش‌ها

آزمایش طی سال زراعی ۱۴۰۰-۱۳۹۹ در مزرعه آزمایشی گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز به‌صورت اسپلیت‌پلات (کرت‌های خردشده) و در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. اعمال تنش در مرحله سه برگی (هنگامی که حداقل در نیمی از بوته‌ها تشکیل لیگول در برگ سوم تکمیل شد) و در سه سطح شاهد (بدون تنش غرقابی)، تنش ملایم (تنش غرقابی به مدت ۴۸ ساعت) و تنش شدید (تنش غرقابی به مدت ۱۲۰ ساعت) به‌عنوان عامل اصلی و ارقام و ژنوتیپ‌ها به‌عنوان عامل فرعی در نظر گرفته شدند. سطح آب در طی مدت زمان اعمال تنش حدود پنج سانتی‌متر بالاتر از سطح خاک حفظ شد. کشت به‌صورت گلدانی و در فضای باز درون گلدان‌های پلاستیکی با عمق ۴۰ سانتی‌متر، قطر ۲۲ سانتی‌متر، وزن نهایی حدود ۱۰ کیلوگرم انجام شد و با محاسبه تراکم ۵۵۰ بوته در مترمربع، ابتدا ۳۰ دانه در هر گلدان کاشته و پس از سبز شدن ۲۱ بوته حفظ شد. از کودهای شیمیایی سولفات پتاسیم (به‌صورت پایه) و اوره (به‌صورت سرک) مطابق با نیاز کودی گندم و براساس نتایج آزمون خاک به میزان ۰/۵ گرم در هر گلدان استفاده شد. بذور از مرکز تحقیقات کشاورزی اهواز تهیه گردید. خاک گلدان‌ها شامل یک سوم شن، یک سوم خاک زراعی و یک سوم کود دامی پوسیده بود. کاشت در روز ۱۵ آذر و اعمال تنش از ۲۹ دی لغایت ۳ بهمن انجام شد. جهت اندازه‌گیری ماده خشک اندام هوایی دو هفته پس از اتمام تنش غرقابی همه بوته‌ها از هر واحد آزمایشی (گلدان) برداشت و به مدت ۴۸ ساعت درون آون با دمای ۶۰ درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند (Donnelly, Dorea, Yang, & Combs, 2018).

برای اندازه‌گیری سرعت فتوسنتز و میزان هدایت روزنه‌ای به‌ترتیب از دستگاه LCA-4 (Gas analyzer) ساخت کشور انگلستان و دستگاه پرومتر (Delta-T AP4, Devices Ltd, Burwell, Uk) بین ساعات ۹:۳۰ صبح تا ۱۲ ظهر بر روی قسمت‌های میانی پهنک آخرین برگ توسعه‌یافته (برگ سوم) استفاده شد. اندازه‌گیری‌ها بر روی دو بوته در هر واحد آزمایشی در زمان‌های مورد نظر پس از اعمال تنش غرقابی انجام شد. اندازه‌گیری شاخص کلروفیل نیز با استفاده از دستگاه کلروفیل‌متر (SPAD-502) بر روی پنج نقطه از قسمت‌های میانی پهنک آخرین برگ توسعه‌یافته، انجام و میانگین مقادیر قرائت شده ثبت شد.

رقم سارنگ به‌عنوان یک رقم نیمه‌متحمل و رقم مهرگان به‌عنوان یک رقم نیمه‌حساس و هر دو با پتانسیل مطلوب برای کشت در منطقه و ژنوتیپ ms 93-16 به‌عنوان یک ژنوتیپ نیمه‌متحمل و ژنوتیپ ms 93-6 به‌عنوان یک ژنوتیپ نیمه‌حساس برای مطالعه صفات ریشه انتخاب شدند. پس از برداشت اندام هوایی کل خاک گلدان‌های تحت کشت رقم سارنگ، رقم مهرگان، ژنوتیپ ms 93-6 و ژنوتیپ ms 93-16 خارج و پس از شستشوی کامل، ریشه‌ها استخراج و حجم آن‌ها با استفاده از استوانه مدرج اندازه‌گیری شد. سپس ماده خشک ریشه‌ها نیز مشابه ماده خشک اندام هوایی اندازه‌گیری شد. تجزیه داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۲ و رسم شکل‌ها با استفاده از نرم‌افزار Excel انجام شد، مقایسه بین تیمارها نیز براساس خطای استاندارد صورت پذیرفت. پس از امتحان مدل‌های مختلف در نهایت از مدل خطی رگرسیون استفاده شد. شاخص حساسیت نیز با استفاده از رابطه‌های (۱) و (۲)محاسبه شد.

$$SSI=1-(ys/yp)/Si \quad (۱)$$

$$Si=1-(Ys/Yp) \quad (۲)$$

SSI=شاخص حساسیت به تنش

Si=شدت سختی محیط

yp=عملکرد ماده خشک هر ژنوتیپ در محیط بدون تنش

ys= عملکرد ماده خشک هر ژنوتیپ در محیط تنش

Ys=میانگین عملکرد ماده خشک کلیه ژنوتیپ‌ها در محیط تنش

Yp=میانگین عملکرد ماده خشک کلیه ژنوتیپ‌ها در محیط بدون تنش

جدول ۱- برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک

Table 1- Selected physical and chemical properties of soil

بافت **Texture**	پتاسیم **K (ppm)**	فسفر **P (ppm)**	نیتروژن **N (%)**	اسیدیته **pH**	هدایت الکتریکی **EC ($dS.m^{-1}$)**
شنی لومی Sandy loam	44	17	0.111	7.5	2.54

جدول ۲- آمار هواشناسی ایستگاه تحقیقاتی اهواز طی مدت اجرای آزمایش در سال ۱۳۹۹

Table 2- Metterological statics of Ahvaz Research Station during the experiment in 2020-2021

ماه **Month**	آذر **December**	دی **January**	بهمن **February**
میانگین حداکثر دمای ماهانه Mean of max monthly temperatures (°C)	20.7	20.3	22.4
میانگین حداقل دمای ماهانه Mean of min monthly temperatures (°C)	11.7	6.2	8.2
بارندگی ماهانه Monthly precipitation (mm)	81.6	6.3	10.6
حداقل رطوبت نسبی Minimum humidity (%)	65.7	47.6	36.1

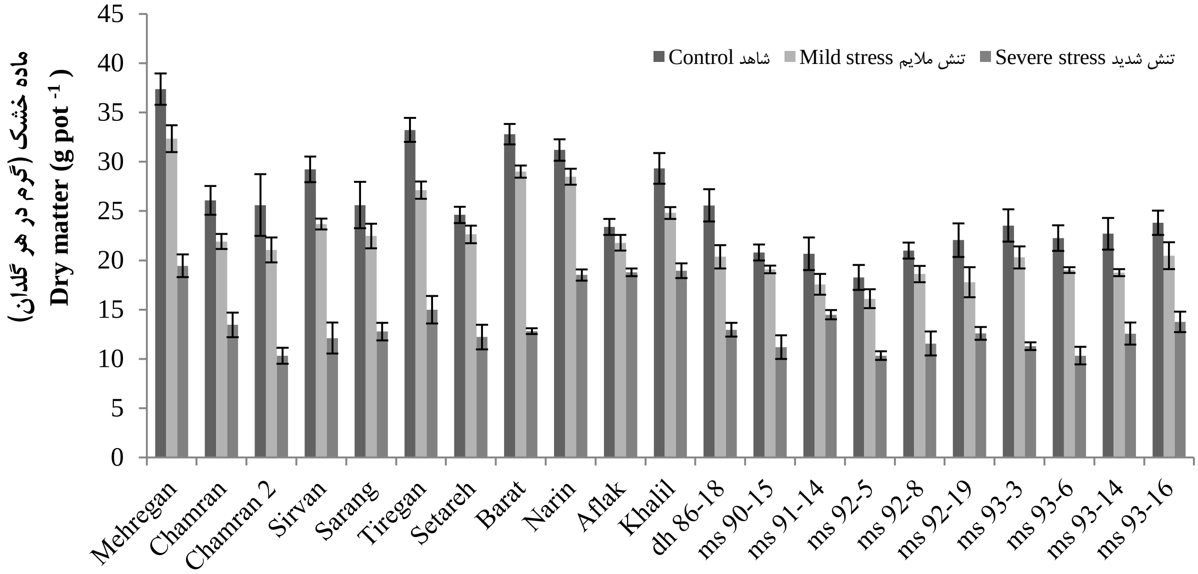
نتایج و بحث

ماده خشک اندام هوایی

برهم‌کنش تنش و رقم در تمامی صفات معنی‌دار بود (جدول ۳). تنش غرقابی ملایم منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد ماده خشک اندام هوایی در تمامی ارقام و ژنوتیپ‌ها شد، تنش غرقابی شدید نیز باعث کاهش معنی‌دار ماده خشک در همه ارقام و ژنوتیپ‌ها نسبت به شاهد و تنش ملایم شد، ولی این کاهش در ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف به یک میزان نبود. رقم افلاک و ژنوتیپ ms 93-14 کمترین کاهش در ماده خشک را داشتند، ولی عملکرد ماده خشک آن‌ها در شرایط بدون تنش در مقایسه با سایر ارقام بسیار پایین بود. ارقام و ژنوتیپ‌های دارای عملکرد بالا در شرایط بدون تنش، پس از اعمال تنش غرقابی دارای کاهش عملکرد ماده خشک بیشتری بودند، ولی به نظر می‌رسد این یک نکته منفی برای آن‌ها به حساب نمی‌آید، به‌عنوان مثال رقم مهرگان با وجود کاهش شدید عملکرد ماده خشک در مواجه با تنش غرقابی، در همه تیمارها به‌صورت معنی‌داری دارای عملکرد ماده خشک بیشتری نسبت به سایر ارقام و ژنوتیپ‌ها بود. ارقام سارنگ و نارین در شرایط تنش غرقابی به مدت ۴۸ ساعت دچار کاهش عملکرد ناچیزی شدند (به‌ترتیب با ۱۲ و ۸ درصد کاهش) و در شرایط بدون تنش هم در مقایسه با سایر ارقام وژنوتیپ‌ها دارای عملکرد ماده خشک قابل‌قبولی بودند (به‌ترتیب با ۲۵/۶ و ۳۱/۲ گرم ماده خشک در هر گلدان)، ژنوتیپ ms 93-16 نیز شرایط مشابهی داشت. رقم چمران ۲ در کنار ژنوتیپ‌های ms 92-5 و ms 93-6 (با ۱۰/۳ گرم در هر گلدان) دارای کمترین عملکرد ماده خشک در شرایط تنش غرقابی به مدت ۱۲۰ ساعت بودند (شکل ۱).

کاهش معنی‌دار ماده خشک بر اثر تنش غرقابی در مرحله سه‌برگی در آزمایشات دیگری نیز مشاهده شده است، از جمله در یک آزمایش گلدانی بر روی دو رقم گندم نان وریناک و چمران، و گندم دوروم یاواروس در اهواز، اعمال تنش غرقابی به مدت ده روز در مرحله سه‌برگی منجر به کاهش معنی‌دار ماده خشک اندام هوای شد، پس از رفع تنش نیز گیاهان نتوانستند آسیب‌های ناشی از این تنش را

جبـران کننـد (Ghobadi, Nadian, Bakhshandeh, Fathi, & Ghobadi, 2006). مالـک و همکـاران (Malik *et al.*, 2002) گزارش نمودند، دوره کوتاه سه روزه تنش غرقابی نیز منجر به کاهش معنی‌دار ماده خشک در گیاهچه‌های سه هفته‌ای گندم شد.



شکل ۱- اثر تنش غرقابی شدید و ملایم بر عملکرد ماده خشک اندام هوایی ۲۱ رقم و ژنوتیپ گندم نان در مرحله سه‌برگی

Figure 1- Effect of severe and mild waterlogging stress on Shoot dry matter in 21 cultivars and genotypes of bread wheat at the three-leaf stage

جدول ۳- خلاصه نتایج تجزیه واریانس صفات ۲۱ رقم و ژنوتیپ گندم تحت تنش غرقابی در مرحله سه‌برگی

Table 3- Variance analysis of traits 21 cultivars and genotypes of bread wheat under waterlogging stress at the three-leaf stage

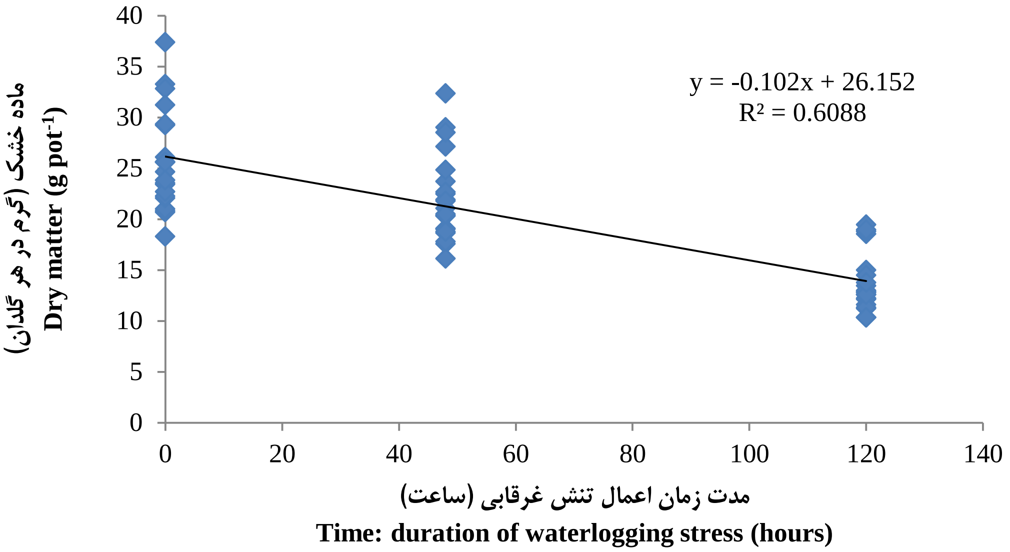
منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی d.f	میانگین مربعات Mean square			
		ماده خشک Dry matter	عدد اسپد Spad number	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance	سرعت فتوسنتز Photosynthesis rate
بلوک (تکرار) R	2	0.867 ns	3.02 ns	1769.1 ns	2253.3 ns
تنش Stress	2	58.03 **	3012.4 **	934412**	50141 **
خطای تنش (a) E.a	4	0.232	8.89	3320.2	1292.4
رقم Cultivar	20	6.96 **	71.12 **	4128.9 **	4011.8 **
تنش×رقم Cultivar×Stress	40	1.01 **	24.09 *	1719.3 **	896.7 **
خطای کل (b) E.b	120	0.287	10.98	420.8	349.6
ضریب تغییرات C.V (%)		11.4	6.1	12.9	14.8

* و ** به‌ترتیب در سطح پنج و یک درصد معنی‌دار است و ns معنی‌دار نمی‌باشد.

* and ** are significant at the level of five and one percent, respectively, and ns is not significant.

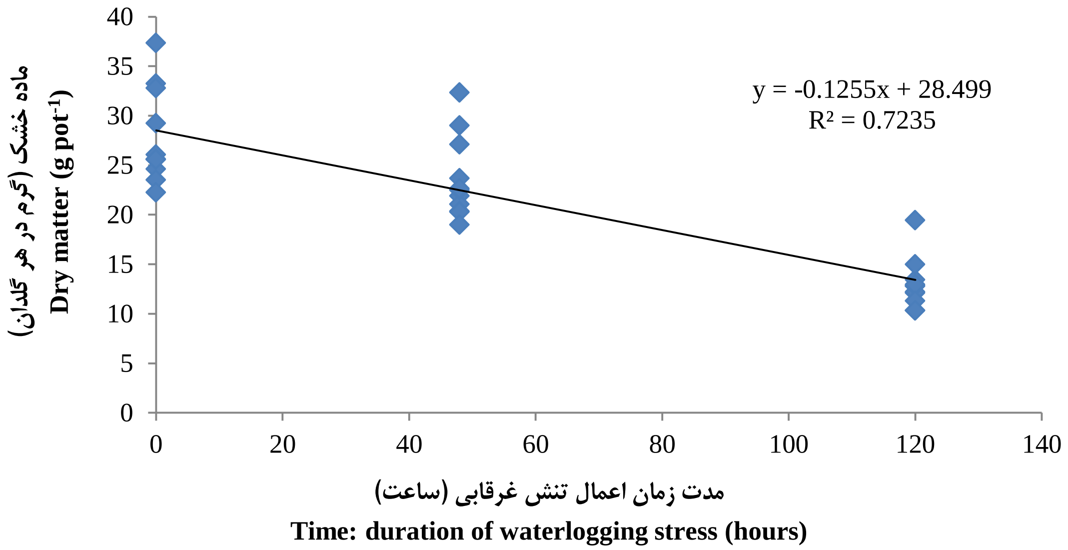
رگرسیون

رگرسیون ماده خشک و مدت زمان اعمال تنش به‌صورت خطی، قابلیت تبیین ۶۰ درصد از تغییرات را داشت. براساس نتایج رگرسیون حتی تنش‌های کوتاه‌مدت غرقابی نیز منجر به کاهش ماده خشک شده بود. هرچه مدت زمان اعمال تنش غرقابی بیش‌تر بود، علاوه بر کاهش بیش‌تر ماده خشک، تفاوت ارقام و ژنوتیپ‌ها با یکدیگر کم‌تر شد (شکل ۲).



شکل ۲- رگرسیون عملکرد ماده خشک اندام هوایی ۲۱ رقم و ژنوتیپ گندم نان در برابر تنش غرقابی

Figure 2- Regression of shoot dry matter yield of 21 cultivars and genotypes of bread wheat against waterlogging stress



شکل ۳- رگرسیون عملکرد ماده خشک اندام هوایی ۱۱ رقم و ژنوتیپ نیمه‌حساس گندم نان در برابر تنش غرقابی

Figure 3- Regression of shoot dry matter yield of 11 semi-sensitive cultivars and genotypes of bread wheat against waterlogging stress

به دلیل قرار گرفتن اکثر ارقام و ژنوتیپ‌ها پس از اعمال ۱۲۰ ساعت تنش غرقابی در گروه نیمه‌حساس نمودار رگرسیون جداگانه‌ای برای آن‌ها رسم گردید و مشاهده شد قابلیت تبیین تا ۷۲ درصد افزایش یافت، پس می‌توان گفت واکنش هر گروه شباهت بیش‌تری با یکدیگر دارند و رسم نمودار رگرسیون جداگانه، مناسب‌تر است. شیب خط نیز از ۰/۱۰۲ به ۰/۱۲۵ افزایش یافت که حاکی از حساسیت بیش‌تر آن‌ها بود، به عبارت دیگر بیش‌تر بودن شیب خط در معادله ارقام و ژنوتیپ‌های نیمه‌حساس نشان‌گر تندتر بودن روند کاهش ماده خشک از شاهد به تنش است و با توجه به بالاتر بودن R^2 رگرسیون خطی در این گروه توجیه‌پذیرتر است. در این مورد نیز، هرچه مدت زمان اعمال تنش غرقابی بیش‌تر بود، علاوه بر کاهش بیش‌تر ماده خشک، تفاوت ارقام و ژنوتیپ‌ها با یک‌دیگر کم‌تر شد (شکل ۳).

شاخص حساسیت

براساس شاخص حساسیت در مرحله سه‌برگی، هیچ رقمی در گروه حساس قرار نگرفت و فقط رقم افلاک در گروه متحمل جای داشت، سایر ارقام نیز در گروه‌های نیمه‌متحمل و نیمه‌حساس تقسیم شدند. شاخص حساسیت محاسبه‌شده برای ارقام و ژنوتیپ‌ها در مرحله سه‌برگی بسیار نزدیک به یک‌دیگر بود (جدول ۳).

جدول ٤- رتبه‌بندی ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف گندم نسبت به تحمل تنش ملایم و شدید غرقابی در مرحله سه‌برگی براساس شاخص حساسیت

Table 4- Ranking of different wheat cultivars and genotypes in terms of mild and severe waterlogging stress tolerance in the three-leaf stage based on susceptibility index.

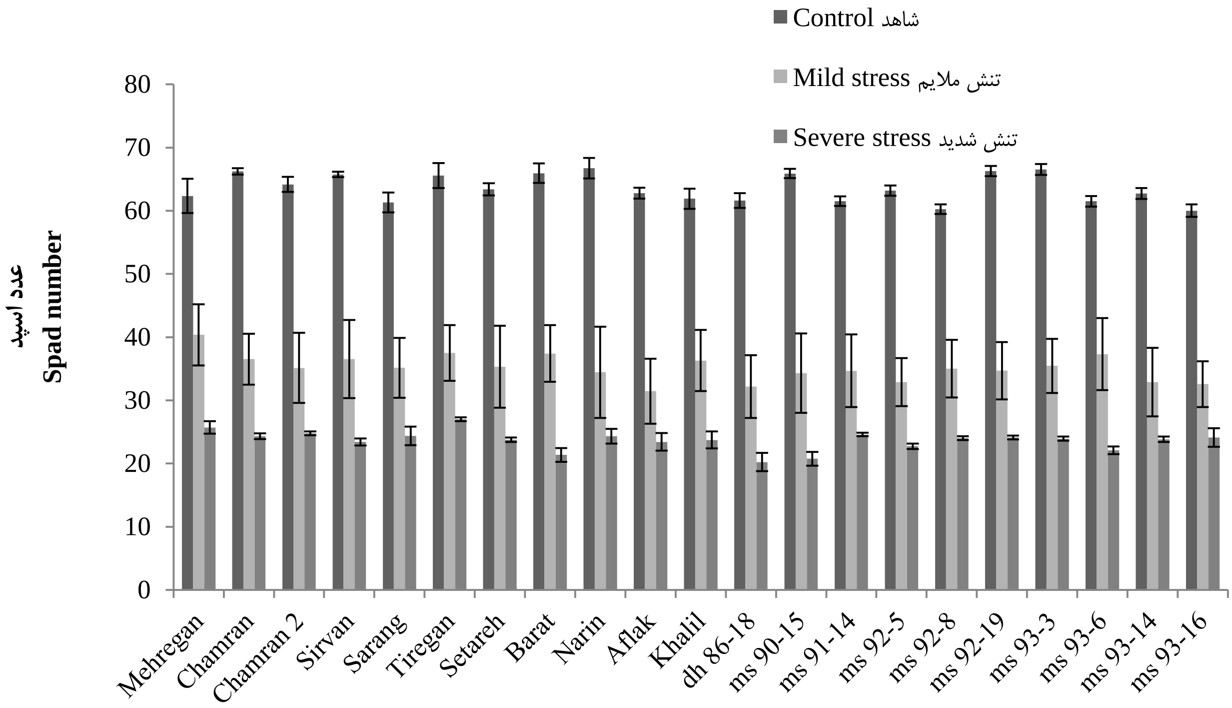
۱۲۰ ساعت تنش غرقابی (تنش شدید) 120 Hours of waterlogging stress (Severe stress)			٤٨ ساعت تنش غرقابی (تنش ملایم) 48 Hours of waterlogging stress (Mild stress)		
متحمل	tolerant	Aflak	متحمل	tolerant	Aflak
نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 9114	نیمه‌متحمل	semi tolerant	Setareh
نیمه‌متحمل	semi tolerant	Khalil	نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 9015
نیمه‌متحمل	semi tolerant	Narin	نیمه‌متحمل	semi tolerant	Narin
نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 9316	نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 928
نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 9219	نیمه‌متحمل	semi tolerant	Barat
نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 925	نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 925
نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 9314	نیمه‌متحمل	semi tolerant	Sarang
نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 928	نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 9316
نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 9015	نیمه‌متحمل	semi tolerant	ms 933
نیمه‌حساس	semi susceptible	Sarang	نیمه‌متحمل	semi tolerant	Mehregan
نیمه‌حساس	semi susceptible	Chamran	نیمه‌حساس	semi susceptible	ms 936
نیمه‌حساس	semi susceptible	dh 8618	نیمه‌حساس	semi susceptible	ms 9114
نیمه‌حساس	semi susceptible	Mehregan	نیمه‌حساس	semi susceptible	Khalil
نیمه‌حساس	semi susceptible	Setareh	نیمه‌حساس	semi susceptible	Chamran
نیمه‌حساس	semi susceptible	ms 933	نیمه‌حساس	semi susceptible	ms 9314
نیمه‌حساس	semi susceptible	ms 936	نیمه‌حساس	semi susceptible	Chamran 2
نیمه‌حساس	semi susceptible	Tiregan	نیمه‌حساس	semi susceptible	Tiregan
نیمه‌حساس	semi susceptible	Sirvan	نیمه‌حساس	semi susceptible	Sirvan
نیمه‌حساس	semi susceptible	Chamran 2	نیمه‌حساس	semi susceptible	ms 9219
نیمه‌حساس	semi susceptible	Barat	نیمه‌حساس	semi susceptible	dh 8618

ارقام و ژنوتیپ‌های دارای شاخص حساسیت ۰تا ۰/۵ متحمل، ۰/۵ تا۱ نیمه‌متحمل، ۱ تا ۱/۵ نیمه‌حساس و ۱/۵ تا ۲ حساس طبقه‌بندی شدند. به‌ترتیب از متحمل‌ترین به حساس‌ترین

Cultivars and genotypes with a susceptibility index of 0 to 0.5 were classified as tolerant, 0.5 to 1 semi-tolerant, 1 to 1.5 semi-susceptible, and 1.5 to 2 susceptible. in order from the most tolerant to the most susceptible.

عدد اسپد (شاخص کلروفیل)

در همه ارقام و ژنوتیپ‌ها تنش غرقابی ملایم منجر به کاهش معنی‌دار عدد اسپد نسبت به شرایط بدون تنش غرقابی شد، تنش غرقابی شدید نیز در تمامی ارقام و ژنوتیپ‌ها منجر به کاهش معنی‌دار عدد اسپد نسبت به شرایط بدون تنش غرقابی و تنش ملایم گردید (شکل ۴).



شکل ٤- اثر تنش غرقابی ملایم و شدید بر عدد اسپد ۲۱ رقم و ژنوتیپ گندم نان در مرحله سه‌برگی

Figure 4- Effect of severe and mild waterlogging stress on SPAD number in 21 cultivars and genotypes of bread wheat at the three-leaf stage.

عدد اسپد نمایان‌گر غلظت کلروفیل گیاه است و در اکثر موارد هرچه این عدد بیش‌تر باشد سرعت فتوسنتز و در پی آن سرعت تجمع ماده خشک در گیاه بیش‌تر خواهد بود، در آزمایشات دیگری بر روی گندم اثر مخرب تنش غرقابی بر عدد اسپد و اهمیت ویژه حفظ سطوح بالای عدد اسپد در تعیین میزان تحمل یک رقم نسبت به این تنش گزارش شده است (Li *et al.*, 2011)، این پدیده در سایر گیاهان از جمله ماش نیز مشاهده شده است، تنش غرقابی بر اثر ایجاد گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر منجر به تخریب رنگدانه‌های فتوسنتزی و زردی گیاه می‌شود (Fazeli *et al.*, 2022).

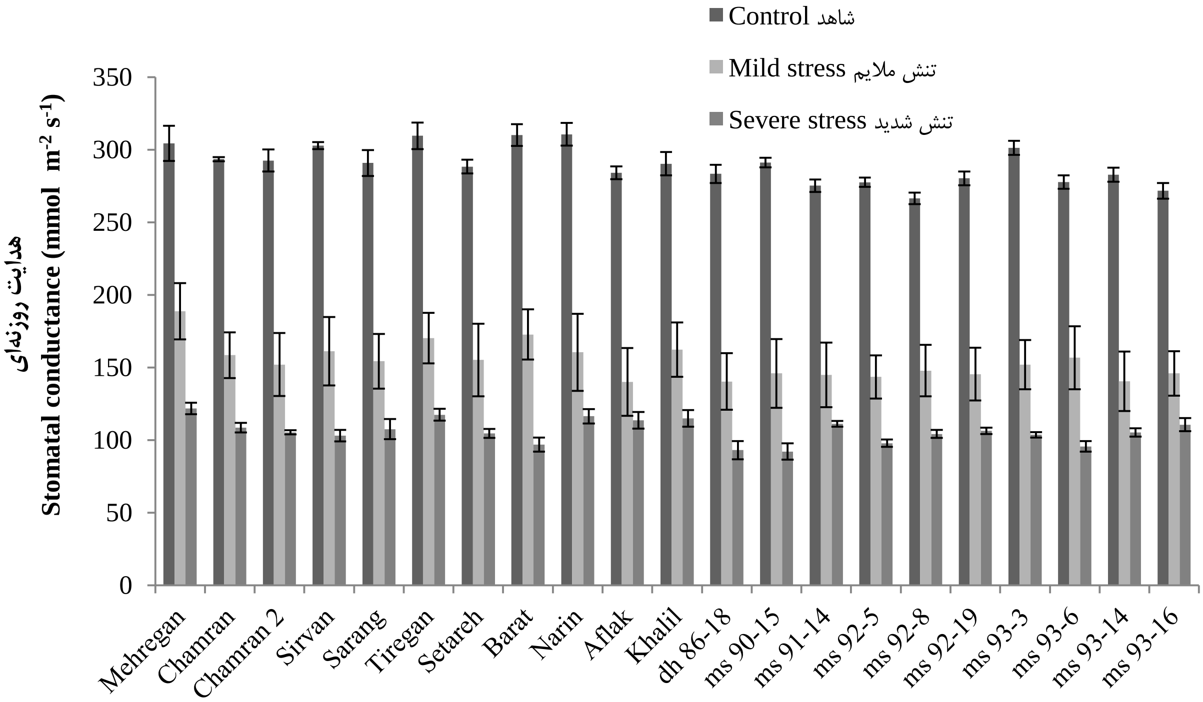
هدایت روزنه‌ای

در همه ارقام و ژنوتیپ‌ها تنش غرقابی ملایم منجر به کاهش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای نسبت به شرایط بدون تنش غرقابی شد، تنش غرقابی شدید نیز در تمامی ارقام و ژنوتیپ‌ها منجر به کاهش معنی‌دار این صفت نسبت به شرایط بدون تنش غرقابی و تنش غرقابی ملایم گردید. البته در مورد رقم افلاک یک استثنا وجود داشت و کاهش هدایت روزنه‌ای در اثر تنش شدید غرقابی نسبت به تنش ملایم غرقابی معنی‌دار نبود (شکل ۵).

از آن‌جا که واکنش صفات عدد اسپد، هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز به تنش غرقابی در ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف بسیار مشابه بود، به نظر می‌رسد این صفات بیشتر تحت تأثیر محیط قرار دارند و اثر عواملی درونی (ژنتیک) کم‌تر از عوامل محیطی (تنش) است. تفاوت بین ارقام و ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش در این صفات کم‌تر از شرایط بدون تنش بود، به عبارت دیگر اختلاف بین ارقام و ژنوتیپ‌ها در مورد این صفات (به‌ویژه سرعت فتوسنتز) در شرایط بدون تنش بیش‌تر نمایان بود. هم‌چنین می‌توان گفت این صفات ارتباط تنگاتنگی با یکدیگر دارند.

کاهش هدایت روزنه‌ای از طریق کاهش میزان ورود و غلظت دی‌اکسید کربن منجر به کاهش سرعت فتوسنتز می‌شود، زیرا در بیشتر موارد با کاهش غلظت دی‌اکسید کربن در برگ‌ها میزان فعالیت آنزیم رابیسکو کم‌تر شده و در پی آن سرعت فتوسنتز کاهش می‌یابد (Von Caemmerer & Edmondson, 1986; Sage, Sharkey, & Seemann, 1988). سرعت فتوسنتز گیاه به میزان فعالیت آنزیم رابیسکو بستگی دارد که به نوبه‌ی خود توسط دو عامل غلظت دی‌اکسید کربن برگ و میزان دریافت نور تعیین می‌گردد (Sage, Sharkey, & Seemann, 1990). همان‌گونه که در مباحث

پیشین شرح داده شد، بسته شدن روزنه‌ها جهت کاهش تلفات آب گیاه برای بقا در شرایط تنش غرقابی ضروری به نظر می‌رسد، ولی یکی از اثرات جانبی آن کاهش فتوسنتز می‌باشد، که اجتناب‌ناپذیر است.



شکل ۵- اثر تنش غرقابی ملایم و شدید بر هدایت روزنه‌ای ۲۱ رقم و ژنوتیپ گندم نان در مرحله سه‌برگی

Figure 5- Effect of severe and mild waterlogging stress on stomatal conductance in 21 cultivars and genotypes of bread wheat at the three-leaf stage

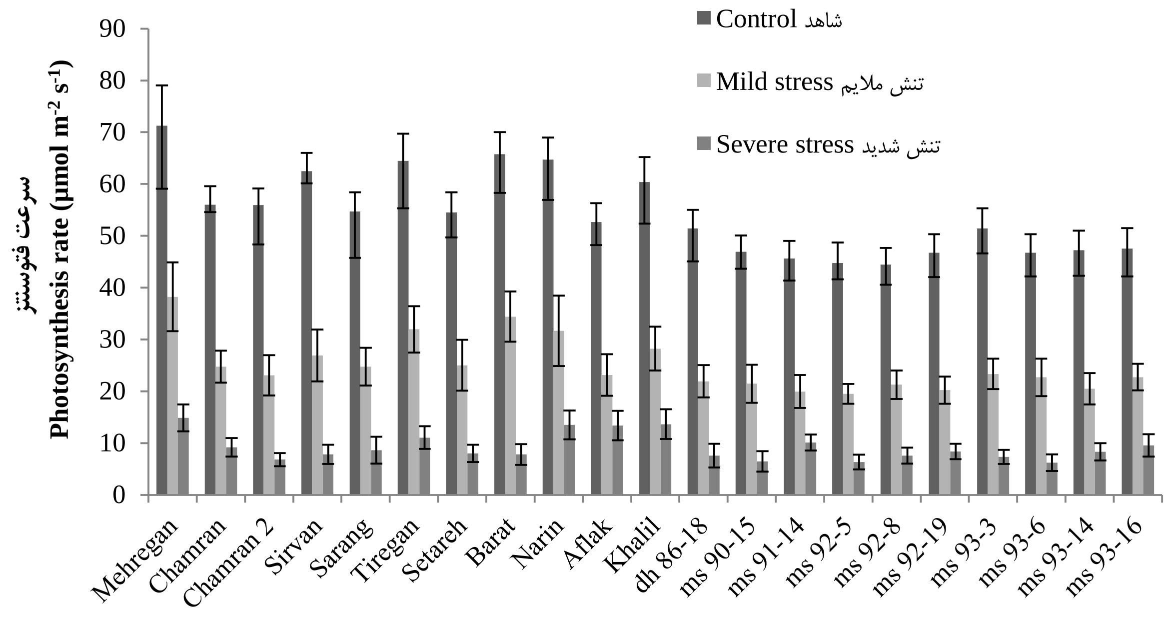
سرعت فتوسنتز

در همه ارقام و ژنوتیپ‌ها تنش غرقابی ملایم منجر به کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز نسبت به شرایط بدون تنش غرقابی شد، تنش غرقابی شدید نیز در تمامی ارقام و ژنوتیپ‌ها منجر به کاهش معنی‌دار این صفت نسبت به شرایط بدون تنش غرقابی و تنش غرقابی ملایم گردید (شکل ۶).

در آزمایشات دیگری بر روی گندم و بسیاری از گیاهان غیر مقاوم نسبت به تنش غرقابی، نیز کاهش سرعت فتوسنتز بر اثر این تنش گزارش گردیده، که می‌توان به گیاهان زراعی مهمی همچون گوجه‌فرنگی، ماش و نخود اشاره کرد (Rafiqul Islam *et al.*, 2008; Sena Gomes & Kozlowski, 1980; Fazeli *et al.*, 2022).

به‌طور کلی تنش غرقابی منجر به کاهش شدید سرعت فتوسنتز در تمامی ارقام و ژنوتیپ‌ها شد، اختلاف بین تنش غرقابی به مدت ۴۸ ساعت با شرایط بدون تنش نیز بسیار بیشتر از اختلاف بین تنش غرقابی به مدت ۱۲۰ ساعت با تنش غرقابی به مدت ۴۸ ساعت بود (شکل ۶). بنابراین براساس نتایج این آزمایش حتی تنش‌های کوتاه‌مدت غرقابی نیز منجر به کاهش شدید سرعت فتوسنتز در ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف گندم نان می‌شود.

تنش غرقابی غالبا بر اثر کمبود یا فقدان اکسیژن به گیاه آسیب می‌زند، به‌عنوان مثال در آزمایشی ۲۴ رقم گندم نان را با استفاده از روش تزریق گاز نیتروژن به مدت پنج روز (۱۲۰ ساعت) تحت تنش غرقابی قرار دادند و کاهش ۸۳ درصدی سرعت فتوسنتز و ۴۰ درصدی هدایت روزنه‌ای را مشاهده نمودند (Tiryakioglu *et al.*, 2015). در این روش محیط اطراف ریشه به جای این‌که با هوا که حاوی حدود ۲۱ درصد اکسیژن و ۷۸ درصد نیتروژن است در تماس باشد، با استفاده از ادوات ویژه‌ای با گاز نیتروژن با خلوص ۹۹/۹۹ درصد احاطه می‌شود.



شکل ٦- اثر تنش غرقابی ملایم و شدید بر سرعت فتوسنتز ۲۱ رقم و ژنوتیپ گندم نان در مرحله سه‌برگی

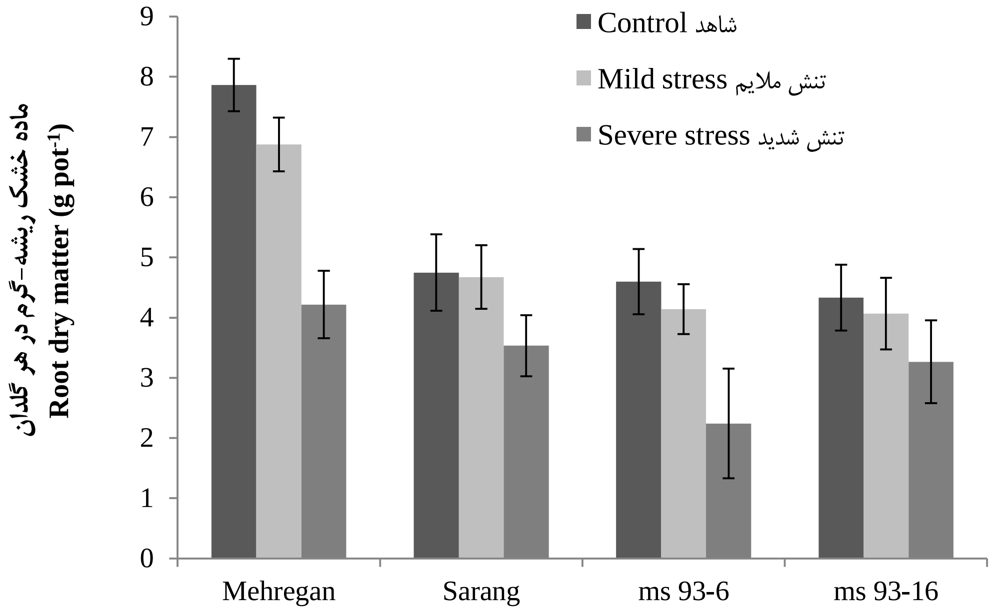
Figure 6- Effect of severe and mild waterlogging stress on photosynthesis rate in 21 cultivars and genotypes of bread wheat at the three-leaf stage

ماده خشک ریشه

برهم‌کنش تنش و رقم در تمامی صفات مربوط به ریشه نیز معنی‌دار بود (جدول ۵). تنش غرقابی منجر به کاهش ماده خشک ریشه در همه ارقام و ژنوتیپ‌ها شد، ولی از نظر میزان و معنی‌داری این کاهش در سطوح مختلف تنش بین ارقام و ژنوتیپ‌ها تفاوت‌های بسیاری وجود داشت. در ژنوتیپ ms 93-16 کاهش ماده خشک ریشه بر اثر تنش غرقابی معنی‌دار نبود. در رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-6 فقط تنش غرقابی به مدت ۱۲۰ ساعت منجر به کاهش معنی‌دار ماده خشک ریشه شد و این کاهش در ژنوتیپ ms 93-6 بسیار شدیدتر بود. در رقم مهرگان تنش ملایم غرقابی منجر به کاهش معنی‌دار ماده خشک ریشه نسبت به گیاهان شاهد شد، تنش شدید غرقابی نیز منجر به کاهش معنی‌دار ماده خشک ریشه هم نسبت به گیاهان شاهد و هم نسبت به گیاهان تحت تنش ملایم غرقابی شد (شکل ۷).

به‌طور کلی میزان کاهش ماده خشک ریشه بر اثر تنش غرقابی در رقم مهرگان و ژنوتیپ ms 93-6 بسیار شدیدتر از این کاهش در رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-16 بود، به نظر می‌رسد رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-16 توانایی بیشتری در حفظ ماده خشک ریشه در مقابل تنش غرقابی دارند و از این لحاظ متحمل‌ترند. با وجود این‌که هر دو سطح تنش منجر به کاهش معنی‌دار ماده خشک ریشه در رقم مهرگان شد، ولی این رقم در تمامی موارد دارای بیشترین ماده خشک ریشه بود، که در تیمارهای شاهد وتنش غرقابی به مدت ۴۸ ساعت، این برتری به شکل معنی‌داری بیشتر بود (شکل ۷).

با مقایسه دو صفت ماده خشک اندام هوایی و ماده خشک ریشه می‌توان دریافت که ماده خشک ریشه مرتبط با ماده خشک اندام هوایی است، در واقع هرچه ماده خشک اندام هوایی در یک رقم یا ژنوتیپ بیشتر باشد، ماده خشک ریشه آن نیز بیشتر خواهد بود و تنش غرقابی منجر به کاهش هر دو می‌شود. احتمالاً هم کاهش ماده خشک اندام هوایی منجر به کاهش ماده خشک ریشه می‌شود و هم بالعکس، کاهش ماده خشک ریشه منجر به کاهش ماده خشک اندام هوایی می‌شود. زیرا ریشه اکسیژن، آب و مواد معدنی (و در برخی موارد هورمون‌ها، پیام‌ها و در مورد گیاهان تثبیت‌کننده نیتروژن، نیتروژن) را در اختیار اندام هوایی قرار می‌دهد و اندام هوایی نیز طیف وسیعی از مواد آلی را در اختیار ریشه قرار می‌دهد. به نظر می‌رسد حداقل در مورد تنش خفیف غرقابی در ارقام و ژنوتیپ‌های حساس‌تر و در هر دو سطح تنش در ارقام و ژنوتیپ‌های متحمل‌تر، تنش غرقابی اثر کاهشی بیشتری بر ماده خشک اندام هوایی نسبت به ماده خشک ریشه دارد. زیرا در همه این موارد کاهش ماده خشک اندام هوایی معنی‌دار بود ولی در مورد ماده خشک ریشه این‌گونه نبود.



شکل ۷- اثر تنش غرقابی ملایم و شدید بر ماده خشک ریشه گندم نان در مرحله سه‌برگی

Figure 7- Effect of mild and severe waterlogging stress on root dry matter of bread wheat at the three-leaf stage

مکانیسم‌های بسیاری برای توضیح نحوه آسیب به ریشه‌های گندم و سایر گیاهان تشریح شده که عمدتا بر اثرات کاهش اکسیژن استواراند. در شرایط تنش غرقابی بیشترین آسیب به سلول‌های مریستم انتهایی ریشه وارد می‌شود و توانایی رشد مجدد این سلول‌ها پس از رفع تنش نیز بسیار محدود است، تنش غرقابی منجر به مرگ ریشه‌های اولیه و کاهش رشد ریشه‌های جانبی و کاهش نسبت ریشه به اندام هوایی در گندم می‌شود. با این حال در بین ارقام گندم برای این صفات تنوع وجود دارد. با کاهش اکسیژن رشد ریشه کاهش یافته و جذب مواد غذایی ازجمله نیتروژن کاهش می‌یابد و به دنبال آن فتوسنتز و فراهمی کربوهیدرات کاهش می‌یابد که خود منجر به محدودیت بیشتر رشد ریشه می‌شود (Shabala, 2011).

در پژوهشی بر روی گندم نان مشاهده شد تنش غرقابی بلند مدت و مزمن (ایجاد و رفع تنش غرقابی به‌طور پی در پی که عمدتاً در مناطقی از شمال اروپا به‌ویژه انگلستان در مراحل ابتدایی رشد به گندم خسارت وارد می‌سازد و در سالیان اخیر این پدیده به دلیل اثرات گرمایش جهانی شدت بیش‌تری به خود گرفته است)، علاوه بر ماده خشک، نحوهٔ توزیع ریشه در عمق خاک یا به‌عبارتی معماری سیستم ریشه را نیز تغییر می‌دهد و منجر به سطحی‌تر شدن ریشه‌های گندم می‌شود. این ویژگی باعث تحمل بهتر تنش غرقابی می‌شود ولی منجر به کاهش تحمل خشکی می‌شود، که غالباً در اواخر بهار و اوایل تابستان در این مناطق رخ می‌دهد و با پرشدن دانه گندم هم‌زمان است. در تغییر معماری ریشه بر اثر تنش غرقابی نیز بین ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف گندم تفاوت‌هایی وجود دارد و در برخی از آن‌ها میزان این تغییرات شدیدتر است (Dickin & Wright, 2008).

موسگراو و دینگ (Musgrave & Ding, 1998) در آزمایشی به‌صورت کشت مزرعه‌ای، کشت گلدانی در گلخانه و کشت گلدانی در فضای باز هشت رقم گندم نان را مراحل مختلف رشدی تحت تنش غرقابی قرار دادند و مشاهده کردند که تنش غرقابی حتی در دو هفته پس از کاشت نیز در نهایت منجر به کاهش عملکرد دانه شد، البته بین ارقام در میزان این کاهش تفاوت وجود داشت. آن‌ها گزارش کردند که عملکرد دانه ۸۴ درصد با ماده خشک ریشه و ۹۴ درصد با مجموع محتوای فسفر، آهن و منگنز ریشه همبستگی دارد و نتیجه گرفتند که ماده خشک ریشه می‌تواند از صفات مهم در انتخاب ارقام متحمل نسبت به تنش غرقابی باشد.

بنابراین صفت ماده خشک ریشه در تعیین میزان تحمل یک رقم یا ژنوتیپ گندم نسبت به تنش غرقابی نقشی اساسی ایفا می‌نماید و می‌توان از این صفت هم جهت بالابردن تحمل این گندم نسبت به این تنش در پژوهش‌های به‌نژادی و هم در تعیین میزان و علت تحمل بهتر ارقام گندم بهره برد.

جدول ۵- خلاصه نتایج تجزیه واریانس صفات ٤ رقم گندم تحت تنش غرقابی در مرحله سه برگی

Table 5- Variance analysis of traits of 4 wheat cultivars under waterlogging stress at the three-leaf stage

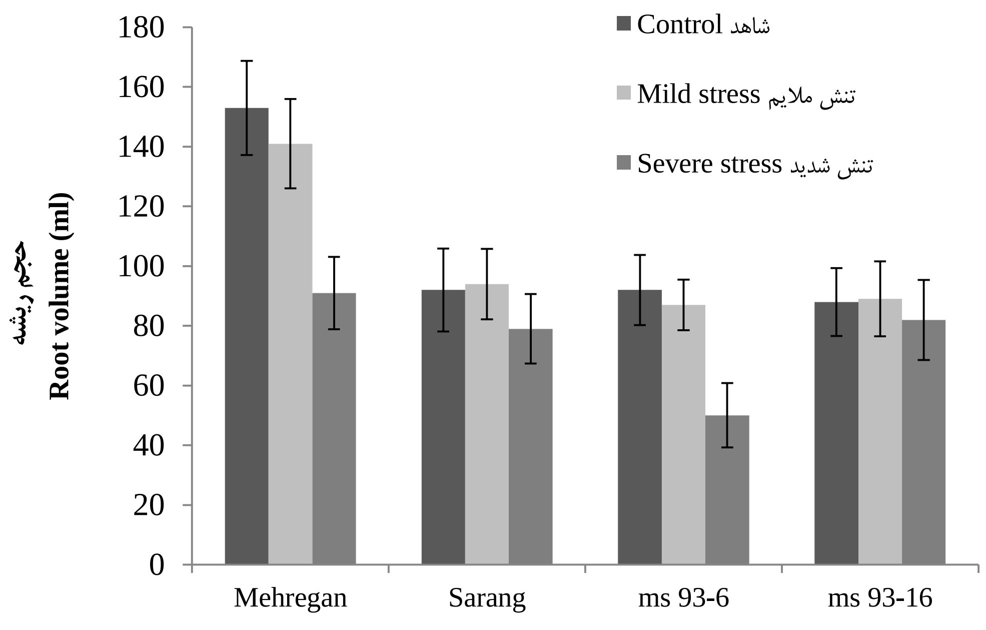
منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی d.f	میانگین مربعات Mean square		
		ماده خشک ریشه Root dry matter	حجم ریشه Root volume	نسبت ماده خشک ریشه به اندام هوایی Root/shoot ratio
بلوک (تکرار) R	2	0.491 ns	142.11 ns	0.301 ns
تنش Stress	2	12.19 **	409.27 *	1.02*
خطای تنش (a) E.a	4	0.155	98.36	0.172
رقم Cultivar	3	2.01 *	2749.53**	0.098 *
تنش×رقم Cultivar×Stress	6	1.78 *	981.67 *	0.107*
خطای کل (b) E.b	18	0.287	189.66	0.016
ضریب تغییرات C.V (%)		7.6	19.4	13.9

* و ** به‌ترتیب در سطح پنج و یک درصد معنی‌دار است و ns معنی‌دار نمی‌باشد.

* and ** are significant at the level of five and one percent, respectively, and ns is not significant.

حجم ریشه

در رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-16 هیچ تفـاوت معنـی‌داری در حجم ریشه رخ نداد، ولی در رقم مهرگان و ژنوتیـپ ms 93-6 تـنش شدید غرقابی منجر به کاهش معنی‌دار حجم ریشه نسـبت بـه تـنش خفیف غرقابی و شرایط بدون تنش شد (شکل ۸).



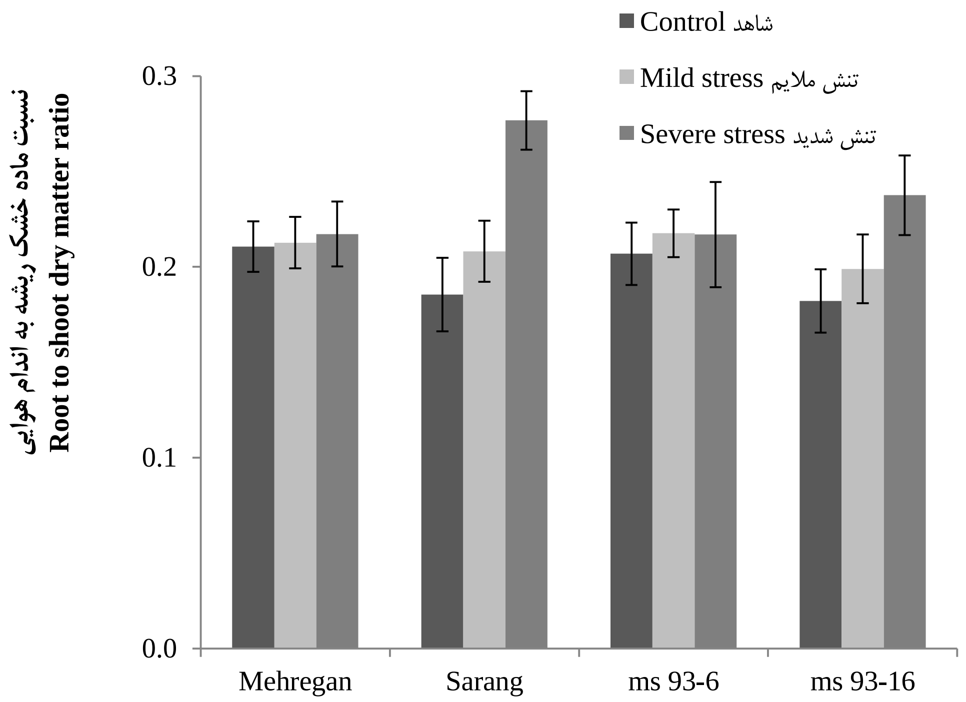
شکل ۸- اثر تنش غرقابی ملایم و شدید بر حجم ریشه گندم نان در مرحله سه‌برگی

Figure 8- Effect of mild and severe waterlogging stress on root volume of bread wheat at the three-leaf stage

واضح است که حجم ریشه تابع ماده خشک ریشه است، یعنی هرچه ماده خشک ریشه بیشتر باشد حجم ریشه بیشتر خواهد بود و با کاهش ماده خشک ریشه بر اثر تنش غرقابی حجم ریشه نیز کاهش خواهد یافت. البته به نظر می‌رسد این کاهش در حجم ریشه نسبت به ماده خشک ریشه اندکی کمتر باشد و به احتمال زیاد صفت ماده خشک ریشه شاخص بهتری برای ارزیابی میزان خسارت وارد شده بر اثر تنش به ریشه‌ها است.

نسبت ماده خشک ریشه به ماده خشک اندام هوایی

در رقم مهرگان و ژنوتیپ ms 93-6 هیچ تفاوت معنی‌داری در نسبت ماده خشک ریشه به ماده خشک اندام هوایی رخ نداد، این بدان معناست که کاهش ماده خشک ریشه و ماده خشک اندام هوایی بر اثر تنش غرقابی در این رقم و ژنوتیپ کاملا منطبق بود و به‌صورت یکسانی رخ داد. ولی در رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-16، تنش شدید غرقابی منجر به افزایش معنی‌دار نسبت ماده خشک ریشه به ماده خشک اندام هوایی در مقایسه با شرایط بدون تنش شد. این افزایش در رقم سارنگ نسبت به تنش خفیف غرقابی نیز معنی‌دار بود. معنی‌دار شدن این افزایش به این مفهوم است که در این موارد، شیب کاهش ماده خشک اندام هوایی بر اثر تنش غرقابی بیش از شیب کاهش ماده خشک ریشه است (شکل ۹).



شکل ۹-اثر تنش غرقابی ملایم و شدید بر نسبت ماده خشک ریشه به اندام هوایی گندم نان در مرحله سه‌برگی

Figure 9- Effect of mild and severe waterlogging stress on root-to-shoot dry matter ratio of bread wheat at the three-leaf stage

در ارقام و ژنوتیپ‌های متحمل‌تر و با اعمال تنش غرقابی طولانی مدت‌تر کاهش ماده خشک ریشه کم‌تر از کاهش ماده خشک اندام هوایی خواهد بود، به زبان ساده‌تر در این موارد کاهش ماده خشک اندام هوایی نسبت به ریشه شدیدتر خواهد بود. به‌طور مثال کاهش ماده خشک اندام هوایی در رقم سارنگ تحت تنش غرقابی به مدت ۱۲۰ ساعت بسیار بیش‌تر از کاهش ماده خشک ریشه بود و نسبت ماده خشک ریشه به اندام هوایی به‌صورت معنی‌داری بیش از شرایط بدون تنش و تنش غرقابی به مدت ۴۸ ساعت بود، در مورد ژنوتیپ MS 93-16 نیز تا حدودی این مور صدق می‌کرد. این رقم و ژنوتیپ نسبت به تنش غرقابی متحمل‌تر بودند. بنابراین می‌توان چنین استنباط کرد که ارقام متحمل در شرایط تنش غرقابی طولانی مدت‌تر توانایی بهتری در حفظ ماده خشک ریشه‌های خود دارند.

در مورد صفت نسبت ریشه به اندام هوایی در ارقام مختلف گندم تنوع زیادی یافت می‌شود و تنش غرقابی ممکن است باعث کاهش یا افزایش نسبت ریشه به اندام هوایی گندم شود، که عمدتا به میزان بقای سلول‌های مریستم انتهایی ریشه در شرایط تنش غرقابی و

توانایی رشد مجدد این سلول‌ها پس از رفع تنش دارد (Shabala, 2011).

نتیجه‌گیری

تنش غرقابی منجر به کاهش معنی‌دار عدد اسپد هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز و در پی آن ماده خشک ریشه و اندام هوایی شد و این کاهش در ارقام و ژنوتیپ‌های حساس‌تر، شدیدتر بود. در ارقام و ژنوتیپ‌های متحمل‌تر و با اعمال تنش غرقابی طولانی مدت‌تر کاهش ماده خشک ریشه کم‌تر از کاهش ماده خشک اندام هوایی بود. رقم مهرگان با وجود کاهش شدید ماده خشک اندام هوایی در مواجه با تنش غرقابی به دلیل پتانسیل عملکرد بالا، در هر سه سطح تنش دارای بیشترین ماده خشک نسبت به سایر ارقام و ژنوتیپ‌ها بود، بنابراین جهت کشت در مناطق مستعد تنش غرقابی مناسب‌تر به نظر می‌رسد.

سپاسگزاری

بدین‌وسیله از مرکز تحقیقات کشاورزی اهواز بابت در اختیار قرار دادن بذور، از معاونت پژوهشی دانشگاه شهید چمران اهواز بـه جهت تأمین هزینه‌های آزمایش و همچنین تمامی کارکنان گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی تشکر و قدردانی می‌گردد.

References

1. Dickin, E., & Wright, D. (2008). The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *European Journal of Agronomy*, *28*(3), 234-244. https://doi.org/10.1016/j.eja.2007.07.010
2. Donnelly, D. M., Dorea, J. R. R., Yang, H., & Combs, D. K. (2018). Technical note: Comparison of dry matter measurements from handheld near-infrared units with oven drying at 60°C for 48 hours and other on-farm methods. *Journal of Dairy Science*, *101*(11), 9971-9977. https://doi.org/10.3168/jds.2017-14027
3. Fazeli, S. B., Rahnama, A., & Hassibi, P. (2022). Effect of waterlogging stress on yield and some physiological characteristics of two mungbean cultivars under Ahvaz climatic conditions. *Plant Productions*, *45*(1), 95-108. https://doi.org/10.22055/ppd.2020.30538.1805
4. Ghobadi, M. E., Nadian, H., Bakhshandeh, A., Fathi, G., & Ghobadi, M. (2006). Investigating root growth, biological and grain yield in wheat genotypes under waterlogging stress in different stages of growth. *Seed and Plant Journal*, *22*(4), 513-27. (In Persian).
5. Herzog, M., Striker, G. G., Colmer, T. D., & Pedersen, O. (2016). Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat – a review of root and shoot physiology. *Plant, Cell and Environment*, *39*, 1068-1086. https://doi.org/10.1111/pce.12676
6. Li, C., Jiang, D., Wollenweber, B., Li, Y., Dai, T,. & Cao, W. (2011). Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Science*, *180*(5), 672-678. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.01.009
7. Malik, A. I., Colmer, T. D., Lambers, H., Setter, T. L., & Schortemeyer, M. (2002). Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*, *153*(2), 225-236. https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00318.x
8. Musgrave, M. E., & Ding, N. (1998). Evaluating Wheat Cultivars for Waterlogging Tolerance. *Crop Science*, *38*(1), 90- 97. https://doi.org/10.2135/cropsci1998.0011183X003800010016x
9. Musgrave, M. E. (1994). Waterlogging effects on yield and photosynthesis in eight winter wheat cultivars. *Crop Science*, *34*, 1314-1318. https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183x003400050032x
10. Pierdomenico, P., William, A., Laurentius, A., & Voesenek, C. J. (2011). Plants and flooding stress. *New Phytologist*, *190*, 269-273. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03702.x
11. Rafiqul Islam, M., Abdul Hamid, M., Abdul Karim, M., Moynul Haque, Q., Abdul Khaliq, J., & Uddin, A. (2008). Gas exchanges and yield responses of mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek) genotypes differing in flooding tolerance. *Acta Physiologiae Plantarom*, *30*, 690-707. https://doi.org/10.1007/s11738-008-0168-0
12. Sage, R. F., Sharkey, T. D., & Seemann, J. R. (1988). The in vivo response of the ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activation state and the pool sizes of photosynthetic metabolites to elevated CO_2 in (*Phaseolus vulgaris* L.). *Planta*, *174*, 407-416. https://doi.org/10.1007/BF00959528
13. Sage, R. F., Sharkey, T. D., & Seemann, J. R. (1990). Regulation of ribulose- 1,5-bisphosphate carboxylase activity in responses light intensity and CO_2 in the C3 annuals (*Chenopodium album* L.) and (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Physiology*, *94*, 1735-1742. https://doi.org/10.1104/pp.94.4.1735
14. Sena Gomes, A. R., & Kozlowski, T. T. (1980). Growth responses and adaptations of Fraxinus pennsylvanica seedlings to flooding. *Plant Physiology*, *66*, 267-271. https://doi.org/10.1104/pp.66.2.267
15. Shabala, S. (2011). Physiological and cellular aspects of phytotoxicity tolerance in plants: the role of membrane transporters and implications for crop breeding for waterlogging tolerance. *New Phytologist*, *190*, 289-298. https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2010.03575.X

16. Trnka, M., Rotter, R. P., Ruiz-Ramos, M., Kersebaum, K. C., Olesen, J. E., Zalud, Z. & Semenov, M. A. (2014). Adverse weather conditions for Europeanwheat production will become more frequent with climate change. *Nature Climate Change*, *4*, 637-643. https://doi.org/10.1038/nclimate2242
17. Tiryakioglu, M., Karanlik, S., & Arslan, M. (2015). Response of bread-wheat seedlings to waterlogging stress. *Turkish Jornal of Agriculture and Forestry*, *39*, 807-816. https://doi.org/10.3906/tar-1407-124
18. Von Caemmerer, S., & Edmondson, D. L. (1986). The relationship between steady-state gas exchange, in vivo RuBP2 carboxylase activity and some carbon reduction cycle intermediates in Raphanus sativus. *Australian Journal of Plant Physiology*, *13* 669-688. https://doi.org/10.1071/pp9860669